

УДК 576.895:597.5

**ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ  
НА ФОРМИРОВАНИЕ ПАРАЗИТОФАУНЫ ОКУНЯ  
(PERCA FLUVIATILIS L.) В ОЗЕРЕ САРТЛАН В ГОДЫ  
С РАЗНЫМ УРОВНЕМ ОБВОДНЕНИЯ (ЮГ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)**

© С. М. Соусь,<sup>1</sup> В. Ф. Зайцев<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091  
S. W. Karpenko@mail.ru

<sup>2</sup> Западно-Сибирский научно-исследовательский институт водных биоресурсов  
и аквакультуры, Новосибирский филиал ФГУП «Госрыбцентр»  
ул. Писарева, 1, Новосибирск, 630091  
E-mail: sibribniiproekt@mail.ru  
Поступила 26.06.2007

В статье рассмотрено изменение паразитофауны окуня на разных фазах цикличности обводнения озера в трех внутривековых циклах и выявлены периоды формирования энзоотий у рыб.

Оз. Сартлан входит в группу крупных Барабинских озер, превращенных в 1970-е годы в культурные рыбные хозяйства. Сартлан, как и все озера региона, — равнинный, бессточный водоем, вода в нем относится к гидрокарбонатно-хлоридно-сульфатной группы натрия (Алекин, 1948). В отличие от других Барабинских озер Сартлан незаморный, мезотрофный водоем. Характерной особенностью озер юга Западной Сибири и Северного Казахстана служит неустойчивый водный режим и зимние заморы рыб. Озера подвержены внутривековым циклам обводнения длительностью 30—50 лет и более коротким 2—22-летним циклам, налагающимся на внутривековые циклы (Шнитников, 1969). В связи с цикличностью обводнения в оз. Сартлан, как и в других западно-сибирских озерах, ежегодно изменяются глубина, площадь, минерализация, происходит смена видов гидробионтов и их численности, а также видового состава паразитов и зараженности ими рыб (Соусь, Ростовцев, 2006). В последнее десятилетие в связи с экономическими трудностями выращивания рыбопосадочного материала и ограниченного зарыбления оз. Сартлан ценными видами рыб (сиговыми и сазаном) наибольшее промысловое значение стали вновь иметь представители местной ихтиофауны — язь, серебряный карась, окунь. Паразитологические исследования окуня были проведены в XX и начале XXI в. в трех внутривековых циклах через длительные промежутки времени в разные периоды обводнения озера — при подъеме, снижении и высоком уровне воды. Целью исследования

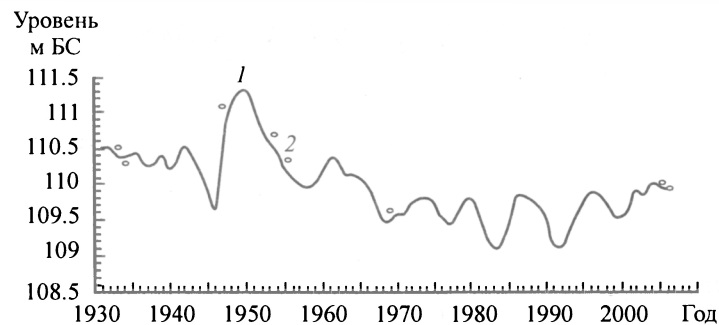


Рис. 1. Колебание уровня воды (1) оз. Сартлан и годы исследований (2) паразитов окуня.  
Fig. 1. The fluctuation of the water level (1) of Lake Sartlan and the years of study (2) of the perch's parasites.

послужил анализ собственных и литературных данных, направленных на выяснение некоторых аспектов малоизученной, но важной для рыбного хозяйства проблемы периодов возникновения энзоотий у рыб в озерах с циклическостью обводнения. Для поставленной цели изучены особенности формирования паразитофауны окуня под влиянием экологических факторов при разных уровнях обводнения озера, изменения фауны паразитов через длительные промежутки времени и выявление периодов возникновения энзоотий.

Впервые паразитофауна окуня оз. Сартлан была исследована в 1933, 1934 гг. Быховским (1936) в конце первого внутривекового цикла (1885—1937 гг.) на фазе падения уровня воды в озере. В 1947 г. паразитофауна окуня была изучена Бауером (1950) на фазе подъема уровня воды во втором внутривековом цикле (1938—1983 гг.). В этом же цикле, но в первой половине фазы падения уровня воды в 1953, 1955 гг. паразиты окуня были исследованы Титовой (1965), в конце этой фазы в период маловодья в 1969 г. Кашковским (Кашковский и др., 1974) и в 2005, 2006 гг. нами на фазе второго подъема уровня воды в третьем внутривековом цикле обводнения (Понько, 2000) (рис. 1).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Паразитофауна окуня изучена нами в разные периоды: в 2005 г. в осенне-зимний (24 сентября, 20 декабря), в 2006 г. в весенний (25 апреля). Рыба в количестве 55 экз. исследована после размораживания методом полного (35 экз.) и неполного (20) паразитологического анализа (Быховская-Паловская, 1985). Статистической обработке подвергнуты собственные и литературные данные за 72-летний период (1933, 1934—2005, 2006 гг.) с длительными промежутками времени между годами исследования (7—71 год). Для анализа межгодовых различий видового состава паразитов окуня его паразитофауна в отдельные годы была разделена нами на 2 группы — виды «остатка» фауны и виды ее пополнения. К «остатку» фауны паразитов отнесены виды ядра и спорадически встречающиеся виды. Ядро фауны составляли паразиты, найденные во все годы исследования. К спорадически встречающимся видам отнесены паразиты, обнаруженные в фауне за ряд периодов исследования (от 2 до 4 из 5 периодов). В пополнение фауны вошли паразиты, найденные только в один из периодов исследования. Для анализа сход-

ства паразитофауны окуня между разными периодами изучения использован индекс Жаккара (отношение, выраженное в %, числа общих видов (С) между сравниваемыми годами (А и В) к сумме видов за оба года (А и В) с вычетом общих видов (С)). Расчитан также коэффициент сходства (+) и различия (–) между фаунами разных периодов исследования по Малышеву (1972) (отношение суммы видов, общих (z) для фауны паразитов двух сравниваемых лет (А и В) с вычетом суммы специфичных видов для фауны А (х) и В (у), к сумме общих (z) и специфичных (х, у) видов). При изучении влияния абиотических и биотических факторов среды на формирование паразитофауны окуня в разные периоды обводнения озера использован коэффициент прямой корреляции (Плохинский, 1970). Статус отдельных видов (доминантов, субдоминантов, редких и промежуточных между ними) в сообществе паразитов окуня определен в разные годы по различию величин экстенсивности инвазии на достоверном уровне значимости ( $p = 0.95$ ). Кроме того, для анализа фауны паразитов использованы понятия, применяемые исследователями для характеристики паразитарных сообществ, — аллогенные виды (дефинитивные хозяева которых обитают вне водной среды) и автогенные виды (дефинитивные хозяева обитают в водной среде), виды—генералисты (широко специфичные виды) и виды—специалисты (узко специфичные) (Путачев, 2000). Общие сведения, характеризующие экосистему оз. Сартлан в годы исследования — гидрологические, гидрохимические и биологические, приведены в табл. 1. При отсутствии данных за некоторые годы приведены сведения за относительно близкие годы, например вместо данных по зоопланктону за 1947 г. указаны за 1946 г. (в скобках).

Максимальный уровень воды отмечен в 1947 г. (110.86 м БС) на фазе увеличения обводненности озера во втором внутривековом цикле. Несколько меньшим уровень был в 1953, 1955 и 1933, 1934 гг. (110.41–110.68) во внутривековых втором и первом циклах. Минимальный уровень воды наблюдали

Таблица 1

Характеристика экосистемы оз. Сартлан в годы проведения паразитологических исследований по литературным (1933, 1934–1969 гг.) и нашим данным (2005–2006 гг.)

Table 1. The characteristics of Lake Sartlan in the years of the study of parasites according to literature (1933, 1934–1969) and our data (2005–2006)

Год	1933, 1934	1947	1953, 1955	1969	2005, 2006
Площадь, га	26000	—	30000	20000 (1981)	23000 (1998)
Уровень, макс., м БС	110.47; 110.48	110.86	110.68; 110.41	109.63	110.12
Глубина, м	5–9 (3)	—	5–6.5	—	2–4
РН	8.84–9.11	—	—	7.9	8–9
Минерализация, г/л	2.5	2.4 (1946)	1.7	—	3.3
Количество хлоридов, мг/л	541 (1931)	550 (1949)	—	—	—
Уловы окуня, ц	3680	8668; 6568	2995; 4310	1259	3518.6; 3856
Зоопланктон, г/м <sup>3</sup>	16.0	—	16.0 (1953)	3.1	2.9
Зообентос, г/м <sup>2</sup>	7.0	7.4 (1946)	9.1 (1953)	4.895 (1968)	4.6

Примечание. Уровень м БС указан по сведениям Новосибирской гидрометеослужбы. Уловы рыб — по данным Новосибирского рыбтреста, остальные сведения взяты из публикаций Быховского (1936), Иоганзена, Петкевича (1954), Титовой (1965), Ермолаева (2005).

в 1969 г. (109.63 м БС) в конце фазы снижения уровня воды во внутривековом втором цикле, также низким он был в третьем цикле в 2005 г. на фазе второго всплеска уровня воды в озере (110.12 м БС). При минимальном уровне отмечен наименьший улов окуня и резкое снижение массы зоопланктона и бентоса. В 2005 г. по сравнению с 1969 г. некоторые биологические показатели экосистемы озера снизились (зоопланктон) или продолжали снижаться (зообентос) при увеличении численности окуня в уловах.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В поздне-осенний, зимний и ранне-весенний периоды 2005, 2006 гг. у окуня обнаружено 4 вида гельминтов из двух систематических групп: трематоды — 3, цестоды — 1 вид. Кроме того, у 40 % окуней выявлено разрушение хрусталика в одном глазу и редко — в двух (восстановленный хрусталик), что указывало на интенсивное летнее заражение окуня метацеркариями трематод рода *Diplostomum* в очагах диплостомоза, которые находились в притоке оз. Сартлан — р. Карапуз и оз. Малый Сартлан (Шаповалова, 1984), служивших местом нереста окуня. В оз. Сартлан заражение не происходило, так как первые промежуточные хозяева диплостом — моллюски рода *Lymnaea* здесь не встречены. Разрушение хрусталика глаза у окуня могли вызвать метацеркарии *Diplostomum helveticum* и *D. spathaceum* (Шигин, 1986). По данным Шаповаловой (1984), эти виды найдены в оз. Сартлан и Сартланском рыбопитомнике (пруды, оз. М. Сартлан) в летний период у рыб — акклиматизантов — сазана и сиговых при высокой экстенсивности заражения — 20—100 %. Виды паразитов, вызвавшие разрушение хрусталика у окуня в оз. Сартлан, нами не установлены, так как при высокой интенсивности инвазии метацеркарии в августе выходят из хрусталика в полость глаза (Шигин, 1986), где быстро погибают в несвойственной им среде. Поэтому мы сочли возможным условно отнести возбудителя заболевания к сборному виду *Diplostomum spathaceum* (sensu lato), который был отмечен в этом озере у окуня ранее в 1933, 1934, 1947 и 1953, 1955 гг., а в 2005—2006 гг. — у язя и ельца. Кроме того, у окуня встречены нехрусталиковые виды глазных сосальщиков: *Diplostomum volvens*, локализующиеся в донной части глазного яблока между склерой и ретиной, *Posthodiplostomum brevicaudatum* — в пигментном слое и *Tyloodelphys clavata* — в стекловидном теле глаза. Зараженность окуня данными трематодами не велика и составляла 5—21.8 %. Выявлена значительная пораженность окуня ленточным червем *Proteocephalus percae* (20 %). Ранее эта цестода была встречена у окуня Титовой (1965). Половозрелые черви найдены в 2006 г. лишь в апреле, яйца у них не обнаружены. Заражение рыб в исследуемый период, очевидно, не происходило, так как основными объектами питания окуня в эти месяцы были мотыльки (24.09.2005), зимующие яйца дафний (20.12.2005) и хирономиды (25.04.2006), не относящиеся к промежуточным хозяевам *P. percae*. Общая фауна паразитов окуня за все годы исследования была представлена 25 видами и состояла из 7 систематических групп: простейшие — 5 видов, моногенеи — 1, цестоды — 3, трематоды — 8, нематоды — 4, скребни — 1, ракообразные — 3 (табл. 2). Паразиты с прямым жизненным циклом (Hirudina, Mollusca, Arachnida) не встречены, видимо, из-за высокой минерализации воды (1.7—4.3 г/л) и большого содержания в ней хлоридов (541—550 мг/л), что было ранее отмечено Быховским (1936) и Титовой (1965). В фауне количественно преобладали автогенные виды — эндопаразиты — 18 видов (72 %), виды — генера-

Таблица 2

Паразитофауна окуня оз. Сартлан в разные периоды исследования по литературным (1933, 1934—1969 гг.) и нашим данным (2005, 2006 гг.)

Table 2. The parasite fauna of Lake Sartlan perch in different study periods according to the literature data (1933, 1934—1969) and our data (2005, 2006)

Виды паразитов	Локализация. Характеристика вида	Экстенсивность инвазии, %, годы				
		Остаток фауны паразитов				
		1933, 1934	1947	1953, 1955	1969	2005, 2006
<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i> (Nordmann, 1932) (mc) <sup>1</sup>	Пигментный слой глаза. АЛ / Г	8.0*** ± 3.83	66.0* ± 12.24	66.6* ± 8.48	73.0* ± 11.01	5.0*** ± 4.7
<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rud., 1819) (sensu lato) (mc) <sup>1</sup>	Хрусталик глаза. АЛ / Г	80* ± 5.65	74.0* ± 11.33	66.6* ± 8.48	20.0 ± 10.33*	40.0* ± 4.47
<i>Trichodina urinaria</i> (Dogiel, 1940)	Мочевой пузырь. АВ / Г	24.8*** ± 6.04	40.0 ± 12.6 (1)	13.1** ± 6.08	26.6* ± 11.41	
<i>Triacanthophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781)	Печень, кишеч- ник. АВ / Г	40.0*** ± 6.92	20.0 ± 10.33*	19.9** ± 7.16	13.3 ± 8.77*	
<i>Proteocephalus cernuae</i> (Gmelin, 1790)	Кишечник. АВ / Г	76.0*** ± 6.86	66.6* ± 12.24		20.0 ± 10.33*	
<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Müller, 1776)	То же	18.0 ± 3.38***		6.6** ± 4.48	66.6* ± 12.18	
<i>Bunodera luciopercae</i> , Müller, 1776	» »	60.0 ± 6.92*		20.0** ± 7.13	26.6 ± 11.41*	
<i>Camallanus lacustris</i> (Zoega, 1776)	» »	2.0 ± 1.98**			66.6* ± 12.18	
<i>Contracoecum</i> sp. ( <i>Agamone- ma</i> sp.)	Полость тела. АЛ / Г	4.0** ± 2.77		6.6** ± 4.48		
<i>Argulus foliaceus</i> (Linne, 1785)	Кожа, жабры, плавники. АВ / Г	28.01*** ± 6.35 (1)		10.0** ± 5.33		
<i>Proteocephalus percae</i> Müller, 1780	Кишечник. АВ / Г			6.6** ± 4.48	13.3 ± 8.77*	20.0 ± 7.1*
<i>Ichtyocotylurus pileatus</i> (Rud., 1802) (mc)	Внутренние органы. АЛ / Г			15.2** ± 6.09	13.3 ± 8.77*	
<i>Tylodelphys clavata</i> (Nordmann, 1832) (mc)	Стекловидное тело глаза. АЛ / Г	76.0 *** ± 6.86			66.6* ± 12.18	21.8 ± 6.9*
<i>Trichodina nigra</i> Lom, 1960	Жабры. АВ / Г		40.0 ± 12.65		6.6** ± 6.41	
Пополнение фауны паразитов						
Nematoda gen. sp.	Кишечник. Не установлен	2.0 ± 1.96***				
<i>Diplostomum volvens</i> Nordmann, 1832 (mc)	Донная часть глазного яблока. АЛ / Г					5.0** ± 4.87

Таблица 2 (продолжение)

Виды паразитов	Локализация. Характеристика вида	Экстенсивность инвазии, %, годы				
		Остаток фауны паразитов				
		1933, 1934	1947	1953, 1955	1969	2005, 2006
<i>Trichodina domerguei</i> f. <i>acuta</i> (Lom, 1961)	Поверхность тела. АВ / Г				13.33 ±4.87*	
<i>Myxobolus</i> sp.	Жабры. АВ / ?				6.6** ± 6.41	
<i>Trichodinella percarum</i> (Dogiel, 1940), Kostenko, 1969*	Жабры. АВ / Г				40.0± 12.66***	
<i>Ichtyocotylurus variegatus</i> (Creplin, 1825) (mc)	Внутренние органы. АЛ / Г				26.6 ±11.41*	
<i>Ancyrocephalus percae</i> Ergens, 1966	Жабры. АВ / С				13.3 ± 8.77*	
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olphers, 1916)	Мочевой пузырь. АВ / Г				13.3 ±8.77*	
<i>Raphidascaris acus</i> Bloch, 1779	Кишечник. АВ / Г				6.6** ± 6.41	
<i>Ergasilus sieboldi</i> Nordmann, 1832	Жабры. А / Г				40.0 ± 13.66	
<i>Ergasilus briani</i> Markewitsch, 1932					20.0 ±10.66*	
Всего видов	25	12	5	10	20	5
Исследовано рыб, экз.	146	50	15	31	15	55

Примечание. \* — доминанты отмечены после показателя экстенсивности инвазии, субдоминанты — после ошибки; \*\* — редкие виды отмечены после показателя экстенсивности инвазии, очень редкие — после ее ошибки; \*\*\* — промежуточные виды (1 и 2) между субдоминантами и очень редкими видами; 1 — отмечен после показателя экстенсивности инвазии, 2 — после ее ошибки. Промежуточные виды между первостепенными видами — не отмечены. <sup>1</sup> — виды ядра фауны.

листы — 24 (96 %) и паразиты со сложным жизненным циклом — 17 видов (68 %). Из 11 видов плоских червей (цестод и трематод) для 8 видов (72.72 %) промежуточными хозяевами служили бентосные формы и лишь для 3 (27.28 %) — планктонные. По количественному составу фауна остатка — 13 видов (52 %) была почти равноценна фауне пополнения — 12 видов (48 %), но по качественному составу значительно отличалась. В фауне остатка было больше видов трематод (5), чем в пополнении (3), но меньше простейших (1 вид из 5) и ракообразных (1 и 2), и лишь в фауне остатка обнаружены скребни и цестоды, а в пополнении — моногенеи, число видов нематод в остатке и пополнении было одинаковым (по 2). Виды ядра в общей фауне паразитов составляли 8 % (2 вида), спорадически встречающиеся виды — 44 % (11 видов) и виды пополнения — 48 % (12). В фауне остатка виды ядра составляли 15.3 % (2 вида), спорадически встречающиеся виды — 84.7 % (11 видов). Виды ядра относились к аллогенным видам, генералистам и эндопаразитам со сложным жизненным циклом. Из спорадически встречающихся видов остатка только 3 вида (27.7 %) были аллогенными генералистами, большинство видов остатка и пополнения представлены в основном автогенными видами—генералистами (по 8 видов, или 72.7 и 80 %

соответственно) и лишь один вид (8.3 %) в пополнении относился к специалистам. Достоверные различия ( $p = 0.975$  и  $p = 0.99$ ) отмечены между качественным составом фауны остатка и пополнения. В остатке преобладали эндопаразиты — 12 видов (92.3 %) и присутствовало небольшое число видов с прямым жизненным циклом — 2 (15.3 %). В пополнении, наоборот, было больше паразитов с прямым жизненным циклом — 7 видов (58.3 %), а число эндо- и эктопаразитов было равноценным — по 10 видов (50 %). Кроме того, в остатке у паразитов со сложным жизненным циклом преобладали виды, промежуточными хозяевами которых служили бентосные организмы 69.3 % (9 видов) и лишь 30.7 % (4) — планктонные.

Таким образом, общая за все годы паразитофауна окуня была слабо представлена аллогенными видами 28 % (7 видов) и эктопаразитами — по 32 % (8 видов), паразитами с прямым жизненным циклом — 36 % (9), видами-специалистами — 4 % (1) и паразитами, промежуточными хозяевами которых служат планктонные организмы — 25 % (4). Структура фауны по экстенсивности инвазии во все годы состояла в основном из групп-доминантов, субдоминантов, редких и очень редких видов. Промежуточные виды выявлены между первостепенными (1947, 1969) и субдоминантами и редкими, а также очень редкими видами (1933, 1934 гг.).

Паразитофауна окуня в разные периоды цикличности обводнения озера значительно различалась. Количество видов паразитов окуня было минимальным в периоды повышения уровня воды в озере — по 5 видов (1947, 2005, 2006 гг.), в два раза больше — по 12—10 видов в периоды понижения уровня воды (1933, 1934, 1953, 1955 гг.) и максимальным — 20 видов в период самого низкого уровня воды (1969 г.). Систематический состав паразитов наиболее разнообразен был в периоды падения уровня воды (соответственно 7 и 6 групп) и беден (2 и 3) при его повышении (рис. 2). Как в периоды повышения уровня, так и его понижения паразитофауна окуня состояла в основном из остатка фауны, ежегодно составляющей 50 % и более: в 1933, 1934 гг. — 91.7 % (11 видов), в 1947 г. (5) и 1953—1955 гг. (10) — 100 %, в 1969 г. — 50 % (20), 2005—2006 гг. — 80 % (4 вида). Пополнение фауны на фазах повышения (1947 г.) и понижения уровня (1953, 1955 гг.) отсутствовало, в периоды значительного понижения (1933, 1934 гг.) и высокого уровня (2005, 2006 гг.) было незначительным и состояло из 1—2 (8.3—25 %) видов и лишь в 1969 г. перед периодом маловодья составляло половину видов фауны пополнения — 10 видов (50 %).

Формирование паразитофауны окуня происходило во все периоды исследования за счет общих видов, составляющих ядро. В ядро фауны входило 2 аллогенных вида—генералиста (глазные сосальщики) — метацеркарии трематод *P. brevicaudatum*, *D. spathaceum* (s.l.) — эндопаразиты со сложным жизненным циклом. Ежегодное присутствие в водоеме этих трематод обусловлено устойчивостью их паразитарных систем вследствие наличия у них широкого круга промежуточных хозяев (моллюсков) и окончательных — птиц, в которых паразиты достигают половой зрелости. Окончательные хозяева рассеивают яйца над всеми водоемами.

Виды ядра в каждый период исследования составляли основу остатка фауны паразитов. В годы, когда паразитофауна окуня состояла полностью из остатка (1947 и 1953, 1955 гг.), число автогенных видов (3 и 6, или по 60 %, соответственно) преобладало над аллогенными (2 и 4, или по 40 %). Наиболее полно фауна паразитов изучена во втором внутривековом цикле. В этом цикле систематический состав фауны паразитов при подъеме уровня воды в 1947 г. состоял лишь из эндопаразитов (трематод и цестод — по 2 вида,

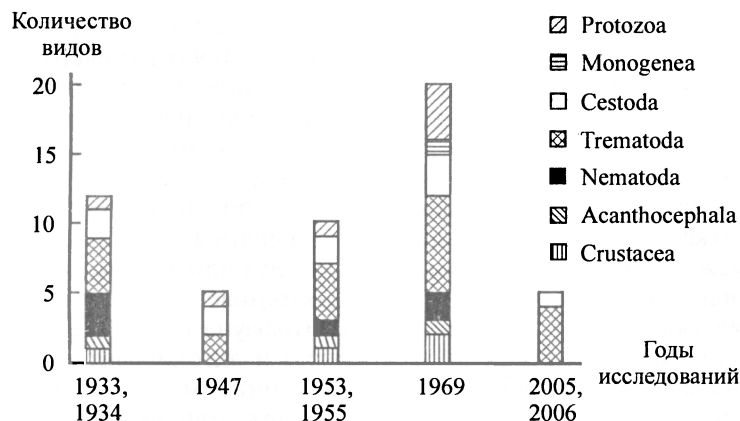


Рис. 2. Годовые изменения паразитофауны окуня оз. Сартлан.

Fig. 2. Annual change of the parasite fauna perch from Lake Sartlan.

простейших — 1), из них число видов со сложным циклом преобладало — 4 вида (80 %). В 1953, 1955 гг. при снижении уровня воды в озере трематод стало больше — 4 вида, а число цестод (2) и простейших (1) осталось прежним, появились нематоды, скребни и ракообразные — по 1 виду, преобладали, как и в 1947 г., эндопаразиты (90 %) и паразиты со сложным жизненным циклом (80 %).

Таким образом, установлено, что в одном и том же внутривековом втором цикле паразитофауна окуня была богаче в два раза в период понижения уровня (на  $-0.45$  м БС), по сравнению с периодом его повышения (на  $+0.38$ ). В разных внутривековых циклах (первом и третьем) в периоды понижения (1933, 1934 гг.) и высокого уровня воды (2005, 2006 гг.) паразитофауна окуня имела небольшое пополнение — по 1 виду (8.3 и 20 %) и состояла из эндопаразитов со сложным жизненным циклом. В целом фауна в эти периоды с разницей в уровне между 2005 и 1934 г. на  $-0.36$  м БС не отличалась от вышеуказанных периодов и состояла преимущественно из автогенных видов — соответственно 7 (63.6 %) и 4 вида (80 %). В фауне преобладали эндопаразиты — 11 видов (90.1 %) и 5 (100 %) и виды со сложным жизненным циклом — 10 (83.4 %) и 5 (100 %). В конце второго цикла в отличие от других периодов перед наступлением периода маловодья в 1969 г. при понижении уровня почти на 1 м (на  $-0.78$  м БС) в фауне пополнения появилось большое количество новых видов — 10 (50 %). При этом в пополнении автогенные виды — 15 (75 %), как и в остатке, преобладали над аллогенными — 5 (25 %). Среди видов пополнения увеличилось количество паразитов с прямым жизненным циклом — 7 (35 %) и уменьшилось число эндопаразитов до 50 %, среди автогенных видов появился 1 вид—специалист (моногеней), не найденный в другие годы исследования. Таким образом, во все годы (за исключением 2005, 2006 гг.) формирование видового разнообразия паразитов окуня происходило преимущественно за счет автогенных видов, обладающих устойчивыми паразитарными системами ввиду наличия промежуточных хозяев, в основном представителей планктона. К ним относились цестоды *T. nodulosus*, *P. cernua*, *P. percae*, скребень *P. laevis*. Из простейших к устойчивым видам относился лишь 1 эндопаразит *Trichodina urinaria*, локализовавшийся в мочевом пузыре рыб. В отличие от других простейших его присутствие в 4 из 5 периодов исследования связано, вероятно, с его лока-



лизацией во внутренних органах рыб, защищающих паразита от неблагоприятных условий внешней среды. Остальные виды простейших были эктопаразитами, они выявлены в один из периодов (1969 г.) исследования в пополнении фауны. Из эктопаразитов среди спорадически встречающихся видов в 1933, 1934 и 1953, 1955 гг. найден лишь 1 автогенный вид—генералист с прямым жизненным циклом — рак *Argulus foliaceus*. Устойчивость этого паразита в фауне остатка обусловлена особенностью его паразитирования на всех видах рыб. Из остальных спорадически встречающихся видов найдены трематоды *T. clavata* (1933, 1934 и 1969 гг.), *I. pileatus* (1953, 1955 и 1969 гг.) и нематоды (1933, 1934 и 1953, 1955 гг.), относящиеся к аллогенным видам. Из автогенных видов в разные периоды обводнения озера обнаружены: цестода *P. percae* (1953, 1955 и 2005, 2006 гг.), скребень *P. laevis*, трематода *B. luciopercae* (1933, 1934, 1953, 1955 и 1969 гг.) и нематода *C. lacustris* (1933, 1934 и 1953, 1955 гг.). Присутствие автогенных видов со сложным жизненным циклом в разные периоды обводнения озера обусловлено наличием в озере первых промежуточных хозяев. Автогенные паразиты с прямым жизненным циклом (простейшие, моногенеи, ракообразные) отмечены в основном в пополнении фауны в 1969 г. при самом низком уровне воды.

Во все годы исследования 2 вида трематод (ядро) ежегодно присутствовали в остатке фауны. Виды ядра составляли небольшой процент от общей фауны паразитов в исследуемые годы: 3 раза они составляли от 5-й до 10-й части общего видового состава: 16.6 % (1933, 1934 гг.), 20 % (1953, 1955 гг.), 10% (1969 г.) и лишь в течение двух периодов (1947 и 2005, 2006 гг.) их число в фауне было более значительным — до 40 %. Три вида нематод и 2 трематод, в заражении рыб которыми участвуют бентосные организмы, найдены в два и три периода исследования, из них лишь 1 паразит *D. volvens* относился к аллогенным видам. Наиболее разнообразна фауна паразитов была в озере в конце цикла обводнения в период фазы маловодья, когда наблюдалось появление большого количества паразитов с прямым жизненным циклом.

На формирование паразитофауны окуня в разные годы, а также на видовой состав пополнения и остатка влияют разные экологические факторы — уровень воды, численность планктона и бентоса и ряд других факторов. Корреляционный анализ показал отрицательную и недостоверную связь между числом видов паразитов окуня по годам и уровнем (по м БС и глубине, м) воды в озере (соответственно  $r = -0.41$  и  $r = -0.53$  при  $n = 5$ ,  $p < 0.95$ ), а также с численностью окуня в уловах ( $r = -0.68$ ,  $n = 5$ ).

Таким образом, подтверждена тенденция к уменьшению видового разнообразия паразитов с повышением уровня воды и с увеличением численности рыб. Выявлена прямая положительная корреляционная связь между числом видов фауны остатка и числом паразитов со сложным жизненным циклом ( $r = +0.94$ ,  $n = 5$ ), а также с числом видов паразитов, передающихся через планктон и бентос. Корреляционный анализ показал, что общее число видов паразитов по годам положительно и достоверно зависело от количества видов пополнения фауны ( $r = +0.872$ ,  $n = 5$ ,  $p = 0.95$ ). Количество видов пополнения фауны также положительно и достоверно коррелировало с числом паразитов, приобретенных окунем от бентоса ( $r = +0.89$ ,  $n = 5$ ,  $p = 0.95$ ). Сходство и различие фауны между годами исследования показано в табл. 3.

Сходство фауны паразитов окуня по годам изменялось от 16—20 до 50—69.3 %. Высокое сходство паразитофауны по индексу Жаккара (69.3 %) и по коэффициенту Малышева (+0.38) отмечено у окуня между годами 1933, 1934 и 1953, 1955 гг. в разных циклах, но на одной фазе (снижения) и при отно-

Таблица 3

Число общих видов паразитов и показатели сходства и различия фауны между годами исследования в оз. Сартлан

Table 3. The total number of parasite species of perch in Lake Sartlan and the difference indexes of similarity for parasite fauna between the years of the study conducted

Годы	1933, 1934	1947	1953, 1955	1969	2005, 2006
1933, 1934	1	5 / 12*	9 / 20	8 / 33	4 / 71
1947	41.78 / -0.16**	1	4 / 7	5 / 21	3 / 58
1953, 1955	69.3 / +0.38	36.4 / -0.27	1	8 / 21	2 / 40
1969	33.3 / -0.66	25.0 / -0.50	36.4 / -0.42	1	4 / 35
2005, 2006	23.1 / -0.57	50.0 / -0.14	16.7 / -0.69	20.0 / -0.60	1

Примечание. \* — количество общих видов / промежутки времени (годы); \*\* — показатели фаунистического сходства и различия фауны (по индексам Жаккара / Малышева).

сительно одинаковых уровнях воды в озере (110.41 и 110.48 м БС). Наименьшее сходство фауны паразитов по индексу Жаккара выявлено на разных фазах — снижения (16.7 %); и подъема (20 %) уровня воды также в различных циклах между годами 1953, 1955 и 2005, 2006 гг.; 1969 и 2005, 2006 гг. По коэффициенту Малышева минимальные различия в видовом составе паразитов выявлены между 1947 и 2005, 2006 гг. (-0.14) и 1947 и 1933, 1934 гг. (-0.16) как на фазах подъема, так и снижения уровня воды в разных циклах обводнения. Максимальные различия фауны паразитов окуня по коэффициенту Малышева (-0.57—0.69) отмечены в различных циклах и на разных фазах обводнения озера между 2005, 2006 гг. и остальными годами (за исключением 1947 г.). Показатели промежутков времени (от 7 до 71 года) между периодами исследования не имели достоверной корреляционной связи с таковыми индексов сходства и различия фауны (соответственно  $r = -0.33$ ,  $n = 10$  и  $r = -0.42$ ,  $n = 8$ ,  $p < 0.05$ ). Эти же показатели также имели недостоверную корреляционную связь с разницей в величине уровня воды между годами исследования ( $r = +0.35$ ,  $n = 10$  и  $r = -0.41$ ).

Продолжительность промежутка времени между периодами исследования не оказывала влияния на сходство и различие выявляемого состава паразитофауны. Например, через 7 лет (1953, 1955 и 1947 гг.) сходство видового состава паразитов было меньше — 36.4%, чем через 58 лет (1947 и 2005, 2006 гг.) — 50%. Очевидно, сходство паразитофауны окуня зависело от появления в разные периоды цикличности обводнения сходных условий в озере для обитания их хозяев — беспозвоночных и рыб. Количественный состав систематических групп паразитов изменялся между годами от 1 до 5 видов (рис. 2). При подъеме уровня до полуметра — на 0.07—0.39 м БС отмечены изменения на 1—3 вида лишь в составе трематод, нематод и скребней (паразитов со сложным жизненным циклом). При максимальном снижении уровня на величину около 1 м (1.05—0.84 м БС) наибольшие изменения по числу видов выявлены в группах простейших (от 0 до 4) и трематод (от 2 до 7). Видовое разнообразие отдельных систематических групп паразитов также не зависело от удаленности лет исследования. На формирование сходного видового состава паразитов окуня через длительные промежутки времени, видимо, оказывало влияние появление сходных экологических условий для рыб и их паразитов, опосредованно зависящих от изменений гидрологического режима водоема, что было показано ранее на озерах Карасукской системы (Соусь, 1990).

Структура фауны паразитов в разные периоды циклов обводнения озера по экстенсивности инвазии была относительно одинаковой и состояла из групп первостепенных и второстепенных видов. Исключение составлял 1947 г., когда все виды паразитов входили в категорию первостепенных видов — доминантов и субдоминантов, зараженность хозяев этими паразитами колебалась от 20 до 74 % (табл. 2). Во все периоды исследования среди доминирующих видов встречены метацеркарии *D. spathaceum* (s. l.). Зараженность метацеркариями окуня колебалась от 40 до 80 %, за исключением 1969 г., когда экстенсивность инвазии рыб снизилась до 20 % и паразит стал относиться к категории субдоминантов.

Таким образом, вид *D. spathaceum* (s. l.), входящий в ядро фауны, занимал первостепенное положение по доле зараженных рыб. Вторым видом ядра фауны *P. brevicaudatum* относился как к доминантам (66—73 %) в 1947, 1953, 1955, 1969 гг., так и к категории редких видов (5—8 %) в остальные годы. В 1969 г. 17 видов вошло в группу первостепенных паразитов и только 3 были второстепенными (простейшие, нематоды). В 1953, 1955, наоборот, только 2 вида ядра (*D. spathaceum* (s. l.), *P. brevicaudatum*) вошли в группу первостепенных, зараженность данными паразитами окуня составляла 66.6 %, остальные 8 видов были второстепенными, т. к. найдены у небольшого числа рыб (6.6—20 %). В 1933, 1934 гг. 4 вида паразитов остатка (первостепенных) поражали наибольшее количество рыб (76—80 %). В их число вошли широко распространенные у окуня цестоды и трематоды, в том числе и *D. spathaceum* (s. l.). Структура фауны паразитов была представлена также 4 промежуточными видами (ракообразные, цестоды, скребни, простейшие), которыми окунь был заражен на 18—40 %, и таким же числом очень редких видов, найденных у 2 % рыб. Среди последней группы встречены в основном нематоды.

Таким образом, в группу доминантных видов входили виды ядра и спорадически встречающиеся виды паразитов. В отдельные годы паразиты ядра и другие виды остатка фауны (*P. brevicaudatum*, *P. laevis*, *T. urinaria*) переходили из одной категории групп в другую — из первостепенных видов во второстепенные и наоборот или стали отсутствовать в выборках. Так, *P. laevis* с 1983 г. не встречен в фауне паразитов окуня вследствие исчезновения в озере его промежуточного хозяина — гаммаруса в период обмеления озера. Паразиты, слабо заражающие рыб, входили в категорию редких видов и составляли в основном пополнение фауны.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В оз. Сартлан за все годы исследования фауна паразитов окуня была представлена 25 видами, относящимися к 7 систематическим группам: простейшие — 5 видов, моногенеи — 1, цестоды — 3, трематоды — 8, нематоды — 4, скребни — 1, ракообразные — 3. В трех внутривековых циклах обводнения на фазах подъема и высокого уровня воды видовой состав паразитофауны был беднее в 2—4 раза, чем на фазах падения уровня. Число видов паразитов по годам не зависело от уровня воды в озере, за исключением гельминтов, видовое разнообразие которых обусловлено развитием планктона и бентоса. В каждый период цикла обводнения формирование паразитофауны окуня происходило за счет остаточных видов, постоянно присутствующих в фауне — аллогенных видов паразитов (ядро) с триксенным жизненным циклом и спорадически встречающихся автогенных видов, как

правило, со сложным циклом развития. Разнообразие фауны увеличивалось за счет пополнения видами (в значительной мере эктопаразитами с прямым жизненным циклом) в годы понижения уровня перед фазой маловодья при скученности хозяев—гидробионтов. Структура фауны паразитов (по экстенсивности инвазии) в разные периоды цикличности обводнения состояла из первостепенных (доминантов, субдоминантов) и второстепенных (редких и очень редких) видов и промежуточных между ними. В категорию первостепенных видов входили в основном виды ядра и спорадически встречающиеся паразиты, высокая зараженность окуня которыми обеспечивалась устойчивыми многовидовыми паразито-хозяинными системами. Зараженность рыб второстепенными видами была слабой. В разные периоды цикличности обводнения озера установлен переход отдельных видов из одной категории групп в другую и наоборот, что определялось появлением благоприятных или не благоприятных условий для осуществления жизненных циклов у этих видов паразитов.

В водоеме с неустойчивым водным режимом паразитофауна окуня в отдельные годы демонстрировала значительное сходство даже через длительные промежутки времени, что обусловлено формированием в разные периоды цикла обводнения относительно сходных условий обитания для паразитов и их хозяев. Это создает предпосылки для прогнозирования энзоотий у рыб.

Формирование энзоотий у окуня зависело от мест обитания окуня и его топических связей с бентосом, благодаря которым его паразитофауна состояла на 64 % из гельминтов, имеющих устойчивые паразитарные системы. Аллогенные виды гельминтов (*D. spathaceum* s. l., *P. brevicaudatum*) вызывали энзоотии диплостомозов и постодиплостомозов различной напряженности (зараженность рыб 40—80 %): первый вид — при разных уровнях обводнения водоема, второй — при подъеме, понижении и низком уровне воды в озере. Автогенные виды (скребень *P. laevis*, цестоды рода *Proteocephalus*) вызывали энзоотии помфоринхоза у рыб в основном в периоды понижения уровня воды, а на фазе повышения обводненности озера возможно появление энзоотий протеоцефалеза при зараженности окуня этими видами на 66.6—76%.

#### Список литературы

- Алекин О. А. 1948. Общая гидрохимия. Л.: Гидрометиздат. 208 с.  
 Бауер О. Н. 1950. Паразитофауна оз. Сартлан и причины ее постепенного обеднения. Тр. Барабинского отделения ВНИОРХ. Новосибирск. 4: 55—69.  
 Быховский Б. Е. 1936. Паразитологические исследования рыб на Барабинских озерах. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Л. 6: 437—482.  
 Быховская-Павловская И. Е. 1985. Паразиты рыб (руководство по изучению). Л.: Наука. 125 с.  
 Ермолаев В. И. 2005. Зависимость между биомассой и видовым разнообразием водорослей в планктонном сообществе. Гидробиол. журн. 41 (1): 38—44.  
 Иоганзен Б. Г., Петкевич А. Н. 1954. Рыбное хозяйство Барабинских озер и пути его развития. Новосибирск. 75 с.  
 Кашковский В. В., Размашкин Д. А., Скрипченко Э. Г. 1974. Болезни и паразиты рыб рыбоводных хозяйств Сибири и Урала. Свердловск: Сред.-урал. кн. изд-во. 160 с.  
 Малышев Л. И. 1972. Флористические спектры Советского Союза. В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука. 17—40.  
 Понько В. А. 2000. Введение в экопрогноз. М.: Ин-т устойчивого развития. 136 с.  
 Плохинский Н. А. 1970. Биометрия. М.: МГУ. 368 с.

- Пугачев О. Н. 2000. Паразитарные сообщества речного гольяна (*Phoxinus phoxinus* L.). Паразитология. 34 (3): 196—208.
- Соусь С. М. 1990. Временное распределение паразитов рыб в регрессивную фазу увлажнения (на примере карася золотого оз. Кротовая Ляга). Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1: 56—65.
- Соусь С. М., Ростовцев А. А. 2006. Паразиты рыб Новосибирской области. Тюмень: Госрыбцентр. Ч. 1. 194 с.; Ч. 2. 166 с.
- Титова С. Д. 1965. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск: изд-во ТГУ. 173 с.
- Шаповалова Г. И. 1984. Паразитофауна и болезни рыб, разводимых в Сартланском озерном хозяйстве. Л.: Изв. ВНИОРХ. 22: 70—75.
- Шигин А. А. 1986. Трематоды фауны СССР (Род *Diplostomum*, метацеркарии). М. 254 с.
- Шнитников В. А. 1969. Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажненности. Л. 244 с.

# THE ENFLUENCE OF ECOLOGICAL FACTORS FOR THE FORMING OF PERCH (*PERCAE FLUVIATILIS* L.) PARASITOFUNA IN LAKE SARTLAND DURING OF DIESING THE YEARS OF WATER LEVELS

S. M. Sous, V. F. Zaitsev

*Key words:* parasite, fish, cycle, forming, enzootic.

## SUMMARY

The changes of perch parasitofauna during the different phases of water level cycle recurrence were viewed, and the periods of fish enzootic forming were discovered.